



HAL
open science

**CYCLE BIOLOGIQUE EN LABORATOIRE D'UN
COPÉPODE PLANCTONIQUE DE L'ESTUAIRE DE
LA GIRONDE: EURYTEMORA HIRUNDOIDES
(NORDQUIST, 1888) Biological cycle under laboratory
conditions of a planktonic copepod of the Gironde
estuary**

J. M. Poli, J. Castel

► **To cite this version:**

J. M. Poli, J. Castel. CYCLE BIOLOGIQUE EN LABORATOIRE D'UN COPÉPODE PLANCTONIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE: EURYTEMORA HIRUNDOIDES (NORDQUIST, 1888) Biological cycle under laboratory conditions of a planktonic copepod of the Gironde estuary. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1983, pp.79-86. hal-03012853

HAL Id: hal-03012853

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03012853v1>

Submitted on 18 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CYCLE BIOLOGIQUE EN LABORATOIRE D'UN COPÉPODE PLANCTONIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : *EURYTEMORA HIRUNDOIDES* (NORDQUIST, 1888)

*Biological cycle under laboratory conditions
of a planktonic copepod of the Gironde estuary*

J. M. POLI et J. CASTEL

Institut de Biologie marine, Université de Bordeaux I,
33120 Arcachon, France

CYCLE BIOLOGIQUE
ELEVAGE
COPÉPODE
ESTUAIRE

RÉSUMÉ. — Les temps de développement des œufs, des nauplii et des copépodes du Copépode *Eurytemora hirundoides* sont étudiés en élevage. Les Copépodes sont nourris exclusivement avec des particules de matière organique provenant de l'estuaire de la Gironde. La durée des différents stades de développement, la fécondité et le taux intrinsèque d'accroissement naturel sont calculés en fonction de la température, entre 10 et 25 °C. Par comparaison avec les données publiées sur cette espèce dont les individus sont toujours nourris avec des Algues en excès, nos résultats indiquent des vitesses de développement un peu plus faibles. Les Algues unicellulaires représentent une fraction très peu importante de la matière organique en suspension dans les eaux de l'estuaire de la Gironde. Notre technique d'élevage, respectant des conditions de nourriture naturelles, permet l'extrapolation des résultats expérimentaux notamment pour les calculs de production.

BIOLOGICAL CYCLE
CULTURE
COPEPOD
ESTUARY

ABSTRACT. — The development time of egg sacs, nauplii and copepodids of the Copepod *Eurytemora hirundoides* during laboratory cultivation are presented. The Copepods are fed exclusively with particulate organic matter from the Gironde estuary. The duration of the different stages of development, the fecundity and the intrinsic rate of natural increase are computed as a function of temperature in the range 10 to 25 °C. When compared with published data for this species fed on algae, the rates of development of *E. hirundoides* from the Gironde estuary are found to be lower. The non-algal material is a major component of the natural particulate regime found in the estuary. It is concluded that our experimental results are realistic and could be extrapolated to the field conditions to estimate production.

INTRODUCTION

Dans l'étude de la productivité biologique et des réseaux trophiques, le progrès des connaissances repose en grande partie sur la possibilité de réaliser des élevages de Copépodes (Kinne, 1977).

Le Copépode *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888) est un élément essentiel de la chaîne alimentaire pélagique dans l'estuaire de la Gironde. En

densité, il représente à lui seul, toujours plus de 80-90 % du zooplancton dans la zone oligo-mésohaline et peut, à certains moments, coloniser pratiquement tout l'estuaire sur une distance de plus de 70 km (Castel, 1981).

E. hirundoides (= *E. affinis*) est une espèce caractéristique des estuaires tempérés de l'hémisphère nord. Son importance quantitative et sa large répartition géographique ont justifié un certain nombre de travaux portant sur des élevages en

laboratoire (Heinle, 1970; Katona, 1970; Heinle et Flemer, 1975; Vuorinen, 1982). Dans tous les cas les animaux sont nourris avec des Algues monocellulaires (*Chaetoceros* sp., *Chlamydomonas reinhardtii*, *Isochrysis galbana*, *Skeletonema costatum*, etc.) et à des concentrations très supérieures à celles du milieu naturel. Plusieurs auteurs (Jorgensen, 1966; Darnell, 1967; Lenz, 1977) ont reconnu l'importance de la matière organique en suspension comme source de nourriture pour les organismes zooplanctoniques, en particulier pour *E. affinis* (Heinle et Flemer, 1975; Heinle *et al.*, 1977) mais aucun ne présente de résultats complets concernant la durée du développement de cette espèce en élevage et en présence de détritus uniquement.

L'abondance des matières en suspension dans les eaux de l'estuaire de la Gironde (jusqu'à 10 g/l) et la bonne relation existant entre la turbidité et les effectifs de *E. hirundoides* (Castel, non publié), nous ont incités à entreprendre des élevages dans des conditions qui se rapprochent le plus possible du milieu naturel, sans apport de nourriture algale.

Cette étude fait partie d'un programme plus général commencé en 1975 sur l'estuaire de la Gironde. La répartition spatiale de l'espèce est bien connue (Castel *et al.*, 1976; Castel, 1981) ainsi que son cycle saisonnier d'abondance, expliqué en partie par le facteur température (Castel *et al.*, 1983). La connaissance du cycle biologique de ce Copépode, conjointement avec des données biométriques et pondérales (Poli, 1982) devrait nous permettre d'apprécier la production de *E. hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Elevages

Les individus destinés aux expérimentations ont été prélevés dans la partie moyenne de l'estuaire de la Gironde (zone oligohaline) où les populations de *E. hirundoides* sont importantes toute l'année. Les échantillonnages ont habituellement été réalisés à l'aide d'un filet à plancton WP₂ de 200 µm d'ouverture de maille.

Les élevages ont été pratiqués indépendamment de la saison, la température expérimentale correspondant à celle du milieu.

Les Copépodes sont élevés dans des boîtes à culture de 60 ml placées dans des incubateurs réfrigérés permettant de garder une température constante (régulation à ± 0,5 °C) et une photopériode fixe (15 h de lumière par jour à une intensité de 2 000 Lux environ). Les températures expérimentales sont 10, 15, 20 et 25 °C.

Le milieu d'élevage est constitué par de l'eau prélevée sur le lieu de pêche de l'animal. Au cours

de l'étude, la salinité a varié entre 0,5 et 5 ‰, ce qui correspond à un optimum pour l'espèce en Gironde (Castel, 1981). L'eau n'est ni filtrée ni stérilisée. La nourriture est donc constituée essentiellement par des particules détritiques (+ Bactéries associées) et des Diatomées (*Melosira* sp., *Coscinodiscus* sp. par ex.); ces dernières ne représentent que quelques pourcents du carbone organique total (Relexans et Etcheber, 1982). Chaque boîte à culture contient une femelle ovigère prélevée dans l'estuaire 24 h auparavant. La forte turbidité de l'eau oblige à un renouvellement fréquent du milieu, la décantation du sédiment entraînant la prolifération d'un tapis bactérien. Les Copépodes sont transférés dans un milieu renouvelé tous les 2 à 4 jours suivant la densité de population. Les boîtes à culture sont examinées deux fois par jour pour les premiers stades et tous les jours pour les stades suivants. Après éclosion des premiers nauplii, la femelle est isolée et mise en présence d'un ou plusieurs mâles pour une autre ponte éventuelle car la femelle doit être refécondée pour continuer à produire des œufs fertiles (Heinle, 1970). Cette technique d'élevage, bien que soumise aux aléas du milieu naturel, donne de bons résultats puisque nous avons pu suivre jusqu'à 5 générations successives issues d'une même ponte.

Traitement des données

L'objectif principal de cette étude étant la détermination de la durée de développement de *E. hirundoides* en fonction de la température, nous avons utilisé l'équation classique de Belehradek (1935) : $D = a(T - \alpha)^b$ où D est la durée du développement, T , la température et a , b et α des constantes dont la signification est parfois sujette à controverse (Corkett et Mc Laren, 1970; Winberg, 1971; Cooley et Minns, 1978 entre autres).

Nous avons établi cette relation chaque fois qu'il était possible grâce à la méthode empirique préconisée par Geiling et Campbell (1972) qui consiste à considérer α constant pour chaque calcul du couple (a , b), l'équation devenant de la forme puissance $D = aX^b$ (avec $X = T - \alpha$). On choisit la valeur du « zéro biologique » correspondant au meilleur coefficient de corrélation.

Nous avons également utilisé un cas particulier de l'équation de Belehradek où $\alpha = 0$, $D = aT^b$, équation proposée par Heip (1974) pour sa simplicité et qui conduit à des résultats peu différents.

Le taux intrinsèque de croissance (rm), qui exprime le potentiel de développement de l'espèce par unité de temps est intéressant à considérer car il permet d'établir des comparaisons entre espèces à cycles différents. Ce paramètre mesure la vitesse maximum d'accroissement d'une population en l'absence de facteurs limitants. Dans ce cas, la population croît d'une manière exponentielle : $N_t = N_0 e^{rm \cdot t}$ où N_t est l'effectif au temps t et N_0 l'effectif

au temps initial. Avec $t = D$, le temps de génération, cette équation peut s'écrire : $r_m = 1/D \text{ Log } N_D/N_0$, N_D , le nombre d'individus dans la population après une génération, est égal au nombre de jeunes produits par femelle multiplié par la proportion de femelles (p) dans la population adulte. Dans le cas de femelles produisant plusieurs sacs ovigères $N_D = p.N_0.N_e.N_s$, avec N_e le nombre d'œufs par sac ovigère, N_s le nombre de sacs ovigères produits par femelle. Le temps de génération D , dans le cas où il existe plusieurs pontes successives, peut être défini comme le temps séparant l'éclosion des œufs maternels et la moitié des œufs filiaux.

Tous ces paramètres étant dépendants de la température, il devient possible de calculer r_m en fonction de ce facteur (Heip et Smol, 1976).

RÉSULTATS

Durée du développement

Des 4 températures expérimentales, les meilleurs résultats ont été obtenus à 15 °C où des populations ont pu être conservées près de 5 mois, la 5^e génération n'arrivant pas à maturité. En revanche, à 10 °C nous n'avons pas obtenu de cycle complet.

Les durées de développement des principaux stades de *E. hirundoides* dans la gamme de température 10 - 25 °C sont présentées Fig. 1, B.

L'application de la formule de Belehradek liant température et durée du développement donne :

$$D_e = 248 (T + 1,35)^{-1,62}$$

pour le temps d'incubation des œufs et

$$D_n = 166 887 (T + 13,6)^{-2,94}$$

pour la durée du stade nauplien.

Les équations puissance correspondantes sont respectivement :

$$D_e = 150 T^{-1,48} (r = 0,99)$$

et

$$D_n = 590 T^{-1,57} (r = 0,99).$$

En ce qui concerne le cycle entier, de l'œuf à l'œuf, seule la relation puissance a pu être calculée puisque nous n'avons que 3 points expérimentaux :

$$D = 484 T^{-1,05} (r = 0,98).$$

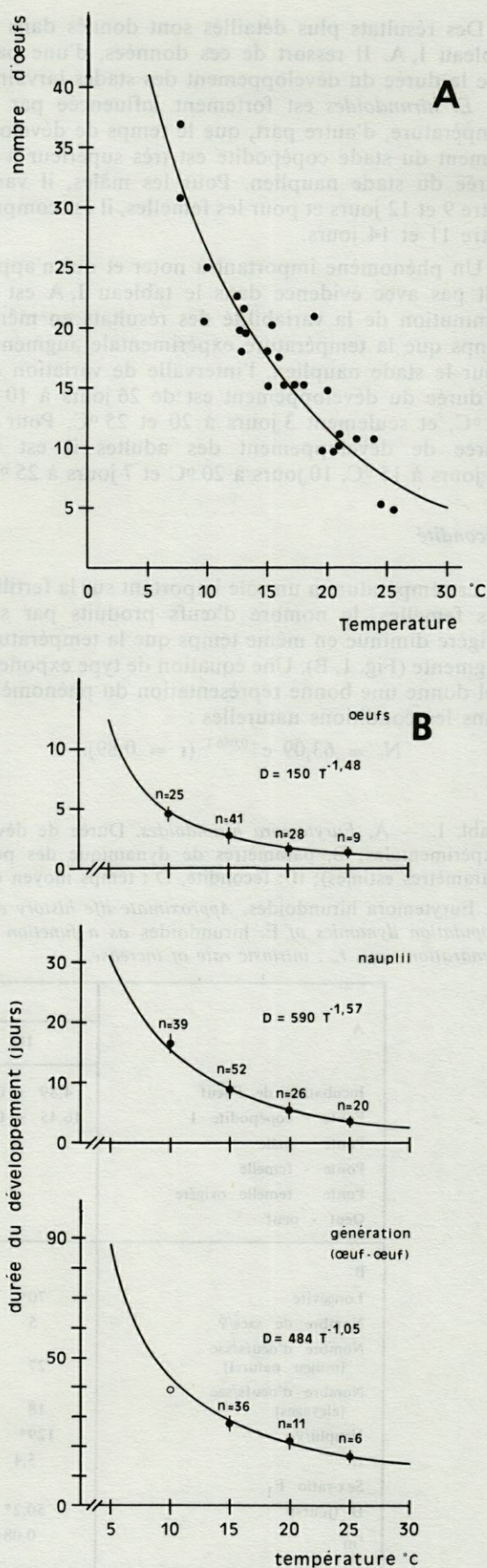


Fig. 1. — A, nombre d'œufs par femelle ovigère en fonction de la température (estuaire de la Gironde). B, durées de développement des œufs, des nauplii et temps de génération de *Eurytemora hirundoides* en fonction de la température. O : valeur extrapolée.

A, mean numbers of eggs carried per ovigerous female as a function of temperature (Gironde estuary). B, development times of eggs, nauplii and generation time of *Eurytemora hirundoides* as a function of temperature. O : extrapolated value.

Des résultats plus détaillés sont donnés dans le tableau I, A. Il ressort de ces données, d'une part que la durée du développement des stades larvaires de *E. hirundoides* est fortement influencée par la température, d'autre part, que le temps de développement du stade copépodite est très supérieur à la durée du stade nauplien. Pour les mâles, il varie entre 9 et 12 jours et pour les femelles, il est compris entre 11 et 14 jours.

Un phénomène important à noter et qui n'apparaît pas avec évidence dans le tableau I, A est la diminution de la variabilité des résultats en même temps que la température expérimentale augmente. Pour le stade nauplien, l'intervalle de variation de la durée du développement est de 26 jours à 10 et 15 °C, et seulement 3 jours à 20 et 25 °C. Pour la durée de développement des adultes il est de 17 jours à 15 °C, 10 jours à 20 °C et 7 jours à 25 °C.

Fécondité

La température a un rôle important sur la fertilité des femelles, le nombre d'œufs produits par sac ovigère diminue en même temps que la température augmente (Fig. 1, B). Une équation de type exponentiel donne une bonne représentation du phénomène dans les conditions naturelles :

$$N_e = 63,09 e^{-0,086T} \quad (r = 0,89).$$

Cette équation est tout à fait comparable aux relations que l'on peut calculer d'après les données de Hirche (1974) :

$$N_e = 93,35 e^{-0,118T} \quad (r = 0,89)$$

ou de Heinle et Flemer (1975) :

$$N_e = 60,22 e^{-0,076T} \quad (r = 0,72).$$

La fertilité des femelles est moins grande en élevage que dans le milieu naturel, surtout à 10 °C (Tabl. I, B), ce qui est à mettre en relation avec l'absence de développement complet à cette température.

L'action de la température s'étend également au nombre de sacs ovigères produits par femelle. A 15 °C, nous avons noté jusqu'à 9 sacs ovigères successifs (moyenne : $2,88 \pm 0,16$), donnant naissance chacun à des nauplii. A 20 °C le maximum observé est de 4 sacs ovigères (moyenne $1,83 \pm 0,22$), tandis qu'à 25 °C il n'a pas été possible d'obtenir plus d'un sac ovigère par femelle malgré les tentatives de refécondation. En effet, la refécondation est nécessaire pour une production continue d'œufs fertiles. Nos observations, en élevage, nous ont permis de constater que des femelles fécondées une fois, puis isolées, produisent moins de sacs ovigères (seuls les œufs issus du premier sac éclosent) que des femelles constamment en présence de mâles.

Tabl. I. — A, *Eurytemora hirundoides*. Durée de développement (j) des principaux stades larvaires aux températures expérimentales; B, paramètres de dynamique des populations de *E. hirundoides* en fonction de la température (* : paramètres estimés); tf : fécondité, D : temps moyen de génération, r_m : taux intrinsèque d'accroissement.

A, *Eurytemora hirundoides*. Approximate life history events (days) at the experimental temperatures; B, parameters of the population dynamics of *E. hirundoides* as a function of temperature (* : estimated parameters). tf : fecundity; D : mean generation time, r_m : intrinsic rate of increase.

A	Température (°C)			
	10	15	20	25
Incubation de l'oeuf	4,89 ± 0,03	2,73 ± 0,60	1,75 ± 0,13	1,26 ± 0,07
Ponte - copépodite 1	16,45 ± 0,34	8,79 ± 0,72	5,53 ± 0,11	3,65 ± 0,19
Ponte - mâle		20,65 ± 0,88	16,46 ± 0,92	13,18 ± 0,98
Ponte - femelle		22,51 ± 0,99	17,88 ± 0,61	14,62 ± 0,65
Ponte - femelle ovigère		25,71 ± 0,45	19,69 ± 0,40	14,90 ± 0,74
Oeuf - oeuf		27,68 ± 0,50	20,88 ± 0,76	16,10 ± 0,69
B				
Longévité	70*	43	35	21
Nombre de sacs/♀	5	3	2	1
Nombre d'œufs/sac (milieu naturel)	27	17	11	7
Nombre d'œufs/sac (élevages)	18	15	11	8
Nauplii/♀	129*	48	18	7
tf	5,4	6,2	5,7	5,4
Sex-ratio F ₁		0,42	0,48	0,54
D (jours)	50,2*	31,7	22,4	16,1
r_m	0,081	0,107	0,109	0,070

Ces résultats ont permis d'évaluer le potentiel de fécondité d'une femelle en fonction de la température. Le taux de fécondité par femelle est exprimé en nombre d'œufs produits par jour suivant la formule : $t_f = N_e \cdot N_s / d$ où N_e est le nombre d'œufs par sac ovigère, N_s le nombre de sacs ovigères par femelle et d l'intervalle de temps, en jours, entre l'instant où l'animal devient adulte et celui où il émet son dernier sac ovigère. Ce taux de fécondité est maximum à 15 °C mais les différences ne sont pas très importantes d'une température à l'autre, t_f variant de 5,4 à 6,2 (Tabl. I, B).

Taux intrinsèque d'accroissement

Le taux intrinsèque d'accroissement, représentatif du potentiel de reproduction, a été calculé selon la formule de Heip et Smol (1976) en considérant une proportion de femelles de 0,48. Ce chiffre correspond au sex-ratio moyen des générations F1 obtenues en élevage. Il est conforme aux observations de terrain puisque le pourcentage moyen de femelles dans la population adulte est de 46,9 (moyenne sur 5 années de prélèvements). Aux températures expérimentales r_m est compris entre 0,070 et 0,109. L'évolution du taux intrinsèque d'accroissement en fonction de la température est de type parabolique avec un maximum de 0,111 à 17,5 °C. En période hivernale, il serait théoriquement voisin de 0,040 tandis que la reproduction cesserait à 28 °C ($r_m = 0$). Cette évolution du potentiel de reproduction est en partie compensée par la durée de vie des adultes qui est de l'ordre de 3 semaines à 1 mois pour des températures estivales et de plus de 2 mois pour des températures hivernales (Tabl. I, B).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La méthode employée se révèle satisfaisante pour des élevages expérimentaux de *Eurytemora hirundoides*. Les résultats obtenus sont comparés à ceux trouvés par différents auteurs (Tabl. II) qui ont tous utilisé une nourriture algale (sauf Hirche, 1974 dont les données proviennent à la fois d'une expérimentation et d'une analyse de la structure démographique de *E. affinis* dans le milieu).

Pour cette comparaison nous n'avons pas fait de différence entre *E. affinis* et *E. hirundoides* dont la distinction éventuelle a fait l'objet de nombreuses remarques (Gurney, 1931; Wilson, 1932; Wilson et Yeatman, 1959; Katona, 1971). Nous pensons pouvoir assimiler ces deux formes car même s'il s'agit de deux espèces différentes, on connaît des cas d'hybridation (Pesta, 1927). Dans l'estuaire de la Gironde les populations amont correspondent plutôt à *E. affinis* et les populations aval se rapprochent davantage de *E. hirundoides* (Castel, 1981; Poli,

1982). La séparation des deux formes, qui soulève des problèmes importants de spéciation, ne nous est pas apparue indispensable pour cette étude dont le but est de montrer que l'on peut avoir une idée précise du cycle biologique d'un Copépode estuarien dans des conditions expérimentales en respectant, au mieux, les caractéristiques du milieu.

Tabl. II. — Temps de développement (j) des œufs, des nauplii et temps de génération de *Eurytemora hirundoides* (= *E. affinis*) en fonction de la température (* : paramètres estimés) selon différents auteurs.

Development time (days) of eggs, nauplii and generation time of Eurytemora hirundoides (= E. affinis) as a function of temperature (: estimated parameters) from different areas.*

	Température (°C)			
	10	15	20	25
DEVELOPPEMENT DES OEUFS				
Estuaire de la Gironde, France (Présente étude)	4,9	2,7	1,8	1,3
Halifax, Grande-Bretagne (Corkett & McLaren, 1970)	3,4	2,2	1,5	1,1
Patuxent River, U.S.A. (Heinle & Flemer, 1975)	4,1	1,9	1,5	1,0
Archipelago Sea, Finlande (Vuorinen, 1982)	1,8	1,0	0,7	0,5*
DEVELOPPEMENT DES NAUPLII				
Estuaire de la Gironde, France (Présente étude)	16,5	8,8	5,5	3,7
Halifax, Grande-Bretagne (Corkett & McLaren, 1970)	10,8	6,9	4,8	3,5
Patuxent River, U.S.A. (Heinle & Flemer, 1975)	12,0	6,6	4,5	3,0
Archipelago Sea, Finlande (Vuorinen, 1982)	14,3	8,5	5,8	4,4*
TEMPS DE GENERATION				
Estuaire de la Gironde, France (Présente étude)	43,3*	27,7	20,9	16,1
Hamble River, Grande-Bretagne (Katona, 1970)	28,0	17,0	12,0	
Woods Hole, U.S.A. (Katona, 1970)	33,0	20,0	15,0	12,0
Patuxent River, U.S.A. (Heinle & Flemer, 1975)	34,1	21,9	16,5	11,0
Archipelago Sea, Finlande (Vuorinen, 1982)	27,0	18,5	15,5	
Schlei R.F.A. (Hirche, 1974)	29,8	23,1	19,4	16,9

Les concentrations en Algues mentionnées dans les travaux portant sur *Eurytemora* (Tabl. II) varient entre 10 000 et 120 000 cellules/ml. Dans l'estuaire de la Gironde, elles ne dépassent guère 500 cellules/ml et sont souvent très inférieures. A la limite amont de l'estuaire, où la production primaire est nettement la plus élevée, le phytoplancton représente entre 4 % (période de crue) et 62 % (période d'étiage) de la matière organique particulaire (Relexans et Etcheber, 1982). Ces pourcentages sont probable-

ment très inférieurs dans la partie moyenne dont les eaux sont fortement chargées en seston (0,040 à 38,81 g/l).

E. hirundoides, qui vit préférentiellement dans les eaux turbides, ingère des particules détritiques organiques et inorganiques (Burkill et Kendall, 1982; obs. pers.). Heinle et Flemer (1975) ont montré qu'au printemps la production primaire pouvait être insuffisante pour satisfaire les besoins nutritionnels de *E. affinis* et que le Copépode était donc obligé d'utiliser le débris organique.

Nos résultats montrent qu'une nourriture constituée essentiellement de particules organiques non phytoplanctoniques permet un développement complet de *E. hirundoides* en élevage. La durée du cycle est, cependant, un peu plus longue que dans le cas où la nourriture est à base d'Algues monocellulaires. Le retard de développement est particulièrement net pour les copépodites. Ce phénomène traduit probablement une certaine carence alimentaire. En effet, il est probable que les deux premiers stades naupliens ne se nourrissent pas, ce qui expliquerait que le développement des nauplii soit moins retardé que celui des copépodites.

Par comparaison avec les élevages dans lesquels les animaux sont nourris avec des cultures d'Algues, Burkill et Kendall (1982) ont calculé que le taux de développement de *E. affinis in situ* représente seulement 10 à 82% de celui obtenu en laboratoire (températures comprises entre 5 et 15 °C). Ces auteurs émettent l'hypothèse que le rapport phytoplancton/seston (faible dans notre cas) pourrait être un indice de potentialité nutritive. Notre technique d'élevage, respectant des conditions de nourriture naturelles, permet l'extrapolation des résultats expérimentaux au milieu estuarien.

Les données brutes concernant nos élevages font ressortir des variations individuelles assez importantes. A 15 °C, la durée de développement depuis l'éclosion jusqu'au stade adulte varie de 11 à 32 jours, à 20 °C elle est comprise entre 13 et 24 jours et à 25 °C entre 9 et 16 jours. Ceci peut être dû à des différences de « qualité » de la nourriture, la nature de la matière organique dans l'estuaire de la Gironde étant variable d'une saison à l'autre (Relexans et Etcheber, 1982). Toutefois, Heinle et Flemer (1975), qui utilisent une méthode standardisée avec des cultures d'algues, observent des variations individuelles du même ordre. La composante génétique, intrinsèque à chaque individu, est donc la plus importante pour expliquer ces variations.

Un autre facteur susceptible d'influencer la durée du développement est la salinité. Généralement les populations de *E. affinis* sont les plus abondantes pour des salinités inférieures à 15 ‰ (Jeffries, 1962). Dans l'estuaire de la Gironde on peut récolter des femelles ovigères entre 0 et 25 ‰, l'optimum de salinité se situant entre 0,5 et 5 ‰. Katona (1970) a montré que *E. affinis* se reproduit à 33 ‰ et que le

temps de génération n'est pas significativement différent de ceux observés à 5 ‰ ou 20 ‰. Bradley (1975), dans une étude de la tolérance physiologique de *E. affinis* à la température, conclut qu'il n'y a pas de relation de cause à effet entre la salinité et la distribution du Copépode. La température joue donc un rôle majeur dans les variations du cycle biologique de *E. hirundoides*.

La vitesse d'action de la température sur la durée du développement est estimée par la concavité de la courbe liant le temps de développement à la température ; il s'agit de l'exposant b des équations utilisées (Belehradek et puissance). En ce qui concerne l'équation de Belehradek, les valeurs du coefficient b de la durée d'incubation des œufs (-1,62) et de développement des nauplii (-2,94) sont proches de celles calculées pour la plupart des Calanoïdes. Mc Laren *et al.* (1969) et Corkett et Mc Laren (1970), après une étude statistique du temps du développement des œufs de 11 espèces de Copépodes marins, fixent la valeur de b à -2,05 pour toutes les espèces. Cooley et Minns (1978) proposent la valeur de -2,0 pour le développement des œufs des Calanoïdes d'eau douce.

La relation entre le cycle entier (de l'œuf à l'œuf) et la température a été ajustée à une fonction puissance dont le coefficient b est égal à -1,05. Cette valeur est proche de -1 qui pourrait être le coefficient valable pour tous les Copépodes (Heip et Smol, 1976). Si l'on admet que $b = -1$, on peut écrire une forme réduite de l'équation de Belehradek : $D = a(T - \alpha)$ où α représente le zéro biologique, c'est-à-dire la température en-dessous de laquelle il n'y a pas de reproduction. Le calcul donne une température de 1,54 °C pour le zéro biologique, ce qui paraît tout à fait réaliste.

Dans nos conditions d'élevage la fécondité est bonne, au moins entre 15 et 25 °C où le nombre d'œufs par sac ovigère correspond aux observations faites *in situ*. Expérimentalement, Heinle *et al.* (1977) ont montré qu'une nourriture à base de fragments de plantes permettait une bonne fécondité chez *E. affinis*. Ils attribuent un rôle essentiel aux microorganismes (Bactéries, Ciliés) dans l'utilisation du débris par le Copépode.

Le nombre de sacs ovigères émis par femelle est indirectement influencé par la température car il dépend de la durée de vie de l'animal. Nous avons pu noter jusqu'à 9 sacs ovigères successifs émis par une seule femelle à 15 °C. Heinle *et al.* (1977) observent jusqu'à 12 sacs ovigères à 25 °C.

Contrairement aux observations de Heip et Smol (1976) concernant des Harpacticoïdes d'eau saumâtre, le potentiel de reproduction de *E. hirundoides* n'augmente pas linéairement en fonction de la température. Le taux intrinsèque d'accroissement, r_m , croît jusqu'à 17,5 °C puis décroît ensuite. On peut imputer ce phénomène à une carence alimentaire mais, dans nos élevages, la nourriture est toujours

quantitativement en excès. La mortalité post-embryonnaire devrait être prise en compte dans le calcul de r_m . Nous n'avons pas quantifié ce paramètre avec précision mais nous pouvons avancer que le taux de mortalité maximum se situe au passage du stade nauplien au stade copépodite et qu'il est moindre à 15-20 °C qu'à 10 et 25 °C. Toutefois, Heip et Smol (1976) ont montré que la mortalité n'intervenait pas d'une manière décisive dans le calcul de r_m . L'évolution de r_m en fonction de la température chez *E. hirundoides*, ressemble à celle observée chez 5 espèces sympatriques de Planaires (Russier, 1971) dont la répartition s'explique par le décalage entre les maximums de potentiel de reproduction. Enfin, nous avons montré (Castel *et al.*, sous presse) que le calcul de r_m uniquement en fonction de la température permettait de rendre compte du maximum d'abondance de *E. hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde.

Les valeurs de r_m pour *E. hirundoides* sont très comparables à celles calculées pour des Copépodes Harpacticoïdes épibenthiques. A 18 °C, le taux intrinsèque d'accroissement est de 0,110 pour *E. hirundoides*, de 0,101 et 0,165 respectivement pour *Paronychocamptus nanus* et *Tachidius discipes* (Heip et Smol, 1976), varie entre 0,088 et 0,291 pour différentes espèces du genre *Tisbe* (Volkman-Rocco et Fava, 1969);

L'ensemble de ces résultats permet de dégager la notion de convergence de stratégies adaptatives chez deux taxons : Calanoïdes et Harpacticoïdes dont le passé évolutif est différent. Cette convergence se manifeste au travers de stratégies de reproduction (r_m voisins, même cinétique d'action de la température sur la durée du développement) et par des aspects comportementaux. En effet, *E. hirundoides*, Calanoïde intrinsèquement pélagique, présente un comportement à tendance fousseuse et les Harpacticoïdes cités ont des aptitudes à la nage. En revanche, un Copépode strictement benthique, *Cleto-des pusillus*, a un taux intrinsèque d'accroissement beaucoup plus faible (0,0062); il vit dans une vase terrigène, biotope réputé stable (Soyer, 1980).

E. hirundoides, dont l'abondance dans l'estuaire de la Gironde est fortement liée à la quantité de matière organique en suspension (Castel, non publié), capable de se nourrir, en élevage, d'Algues monocellulaires (Heinle, 1970; Katona, 1970), comme de détritus (Heinle *et al.*, 1977) ou de Ciliés (Berk *et al.*, 1977), présente une plasticité éthophysiological qui lui permet de coloniser le milieu estuarien dont une caractéristique principale est la variabilité.

REMERCIEMENTS. — Ce travail a bénéficié du soutien financier du CNEXO (contrat n° 78/1822/B). Nous remercions Monsieur le Professeur P. Lasserre (Université Paris VI) pour ses conseils et encouragements, le Dr C. Courties (Station biologique de

Roscoff) qui a collaboré à la mise au point de la technique d'élevage et le Dr C. Cazaux (Station biologique d'Arcachon) qui a bien voulu lire et critiquer le manuscrit de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BELEHRADEK J., 1935. Temperature and living matter. *Protoplasma*, Monogr. n° 8, Borntraeger, Berlin, 277 p.
- BERK S.G., D.C. BROWNLEE, D.R. HEINLE, H.S. KLING and R.R. COLWELL, 1977. Ciliates as a food source for marine planktonic Copepods. *Microbiol. Ecol.*, 4 : 27-40.
- BRADLEY B.P., 1975. The anomalous influence of salinity on temperature tolerance of summer and winter populations of the Copepod *Eurytemora affinis*. *Biol. Bull.*, 148 : 26-34.
- BURKILL P.H. and T.F. KENDALL, 1982. Production of the Copepod *Eurytemora affinis* in the Bristol Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7 : 21-31.
- CASTEL J., 1981. Aspects de l'étude écologique du plancton de l'estuaire de la Gironde. *Océanis*, 6 : 535-577.
- CASTEL J., G. ARZUL et J.P. LISSALDE, 1976. Etude préliminaire du plancton de l'estuaire de la Gironde. *J. Rech. Océanogr.*, 1 : 17-24.
- CASTEL J., C. COURTIES et J.M. POLI, 1983. Dynamique du Copépode *Eurytemora hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde : effet de la température. *Oceanol. Acta*, Proc. Symp. Europ. Biol. Mar., Brest, 27 sept.—1^{er} oct. 1982 (sous presse);
- COOLEY J.M. and C.K. MINNS, 1978. Predicting of egg development times of fresh water copepods. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 35 : 1322-1329.
- CORKETT C.J. and I.A. Mc LAREN, 1970. Relationship between development rate of eggs and older stages of copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 161-168.
- DARNELL R.M., 1967. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. In : Estuaries : 376-382. Ed. G.H. Lauff, Am. Ass. Adv. Sci., Washington DC.
- GEILING W.T. and R.S. CAMPBELL, 1972. The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Diaptomus pallidus* Herrick. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 304-307.
- GURNEY R., 1931. British freshwater Copepoda. Vol. I. Ray Society, London, 238 p.
- HEINLE D.R., 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20 : 360-372.
- HEINLE D.R. and D.A. FLEMER, 1975. Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, 31 : 235-247.
- HEINLE D.R., R.P. HARRIS, J.F. USTACH and D.A. FLEMER, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.*, 40 : 341-353.
- HEIP C., 1974. A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of Copepods. *Biol. Jaarb.*, 42 : 121-125.
- HEIP C. and N. SMOL, 1976. Influence of temperature on the reproductive potential of two Brackish-water Harpacticoïdes (Crustacea : Copepoda). *Mar. Biol.*, 35 : 327-334.
- HIRCHE H.J., 1974. Die copepoden *Eurytemora affinis* Poppe und *Acartia tonsa* Dana und ihre Besiedlung durch *Myoschiston centropagidarum* Precht (Peritricha) in der Schlei. *Kieler Meeresforsch.*, 30 : 143-164.

- JEFFRIES H.P., 1962. Salinity-space distribution of the estuarine copepod genus *Eurytemora*. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **47** : 291-300.
- JØRGENSEN C.B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, New York, 357 p.
- KATONA S.K., 1970. Growth characteristics of the copepoda *Eurytemora affinis* and *Eurytemora herdmani* in laboratory cultures. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **20** : 373-384.
- KATONA S.K., 1971. The developmental stages of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) raised in laboratory cultures, including a comparison with the larvae of *Eurytemora americana* Williams, 1906, and *Eurytemora herdmani* Thompson & Scott, 1897. *Crustaceana*, **21** : 5-20.
- KINNE O., (Ed.) 1977. Marine Ecology. Vol. 3. Cultivation. Part. 2, John Wiley & Sons, Chichester. 1293 p.
- LENZ J., 1977. On detritus as food source for pelagic filter-feeders. *Mar Biol.*, **41** : 39-48.
- McLAREN I.A., C.J. CORKETT and E.J. ZILLIUX, 1969. Temperature adaptation of copepod eggs from the arctic to the tropics. *Biol. Bull.*, **137** : 486-493.
- PESTA O., 1927. Copepoda non parasitica. In « Tierwelt der Nord-und Ostsee », 10 X.
- POLI J.M., 1982. Contribution à l'étude de la dynamique et de l'adaptation physiologique du copépode estuarien *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888). (Estuaire de la Gironde) Thèse 3^e cycle, Université de Bordeaux I, 118 p.
- RELEXANS J.C. et H. ETCHEBER, 1982. Cycles saisonniers de la matière organique particulaire à la limite amont de l'estuaire de la Gironde. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, **294**, Sér. II : 861-864.
- RUSSIER R., 1971. La planaire américaine *Dugesia tigrina* dans la région Lyonnaise : essai d'interprétation éco-physiologique de son implantation. Thèse 3^e cycle, Université de Lyon, 93 p.
- SOYER J., 1980. Cycle biologique d'un Copépode Harpacticoïde des vases terrigènes côtières de Banyuls s/Mer : *Cletodes pusillus* (Sars). *Vie Milieu*, **30** (1) : 35-44.
- VOLKMANN-ROCCO B. and G. FAVA, 1969. Two sibling species of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida) : *Tisbe reluctans* and *T. persimilis* n. sp. Research on their morphology and population dynamics. *Mar. Biol.*, **3** : 159-164.
- VUORINEN I., 1982. The effect of temperature on the rates of development of *Eurytemora hirundoides* (Nordquist) in laboratory culture. *Ann. Zool. Fenn.*, **19** : 129-134.
- WILSON C.B., 1932. The copepods of the Woods Hole region, Massachusetts. *Bull. U.S. nation. Mus.*, **158** : 1-635.
- WILSON M.S. and H.C. YEATMAN, 1959. Free-living Copepods, In : « Fresh-water biology » Edited by W.T. Edmonson, John Wiley & Sons, New York, 1248 p.
- WINBERG G.G., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals, Academic Press, London & New York, 175 p.
- Remerciements — Ce travail a bénéficié du soutien financier du CNEXO (contrat n° 78/1822/B). Nous remercions Monsieur le Professeur R. Lasserre (Université Paris VI) pour ses conseils et encouragements, le Dr C. Courtes (Station biologique de Gironde) pour son accueil et sa disponibilité.
- E. hirundoides* dont l'abondance dans l'estuaire de la Gironde est fortement liée à la quantité de matière organique en suspension (Castel, non publié), capable de se nourrir en élevage d'algues monocellulaires (Heinle, 1970; Katona, 1970) comme de débris (Heinle et al. 1977) ou de Chlorella (Berk et al. 1977) présente une plasticité éthologique qui lui permet de coloniser le milieu estuarien dont une caractéristique principale est la variabilité.
- E. hirundoides* a un taux intrinsèque d'accroissement beaucoup plus faible (0,0082); il vit dans une vase terrigène, biotique réputée stable (Soyer, 1980).
- Calanoides intrinsèquement pélagique, présente un comportement à tendance fouisseur et les Harpacticoides ont des aptitudes à la nage. En revanche, un Copépode strictement benthique, *Cletodes pusillus*, a un taux intrinsèque d'accroissement beaucoup plus faible (0,0082); il vit dans une vase terrigène, biotique réputée stable (Soyer, 1980).
- L'ensemble de ces résultats permet de dégager la notion de convergence de stratégies adaptatives chez deux genres : Calanoides et Harpacticoides dont le passé évolut est différent. Cette convergence se manifeste au travers de stratégies de reproduction (à l'origine même classique d'action de la température sur la durée du développement) et par des aspects comportementaux. En effet, *E. hirundoides*, Calanoides intrinsèquement pélagique, présente un comportement à tendance fouisseur et les Harpacticoides ont des aptitudes à la nage. En revanche, un Copépode strictement benthique, *Cletodes pusillus*, a un taux intrinsèque d'accroissement beaucoup plus faible (0,0082); il vit dans une vase terrigène, biotique réputée stable (Soyer, 1980).
- Heinle, R.M. 1957. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. In: Estuaries: 75-82. Ed. G.H. Lauff, Am. Ass. Adv. Sci., Washington D.C.
- Grigorov, W.T. and R.S. Campbell, 1975. The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Daphnia pulex* Linné. *Limnol. Oceanogr.*, **20** : 304-307.
- Gurney, R. 1961. British freshwater Copepoda. Vol. 1. Ray Society, London, 238 p.
- Heinle, D.R. 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **20** : 360-372.
- Heinle, D.R. and D.A. Harker, 1975. Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, **31** : 232-247.
- Heinle, D.R., R.R. Harker, J.R. Ustach and D.A. Harker, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.*, **40** : 241-252.
- Her, C. 1974. A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of Copepods. *Biol. Jaarb.*, **42** : 121-125.
- Her, C. and N. Smol, 1976. Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish-water Harpacticoida (Crustacea: Copepoda). *Mar. Biol.*, **35** : 321-334.
- Hickie, H.I. 1974. Die copepoden Eurytemora affinis Poppe und Eurytemora herdmani Dana und ihre Fütterung durch Mikroorganismen (Pflanz- (Flechten) in der Schilf-Arten-Mischkultur. **30** : 143-164.